

G. Deroux

Clermont 1978

THÈSE

présentée

A L'UNIVERSITE DE CLERMONT II

(U.E.R. SCIENCES EXACTES ET NATURELLES A DOMINANTE RECHERCHE)

en vue d'obtenir le grade de

DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par

Gilbert DEROUX

Chef de Travaux à la

Station Biologique de Roscoff

LES CYRTOPHORIDA

Ciliés thigmotactiques des parois immergées

RESUME

Soutenue le Juin 1978, devant la Commission d'Examen

MM. H. LUTZ

Président

P. de PUYTORAC	Examineurs
P. DRACH	
J. GRAIN	
M. TUFFRAU	
P. DIDIER	

LES HYPOSTOMATA THIGMOTACTIQUES DU MICROBIOTECTON

Une adaptation des imprégnations argentiques par le protéinate d'argent (G. DEROUX & M. TUFFRAU, 1965; G. DEROUX & J. DRAGESCO, 1968, etc...) en vue du traitement immédiat des lames recouvertes d'une couche biologique vivante, caractéristique de la vie interfaciale sur les surfaces immergées, a été systématiquement appliquée sur plusieurs types de milieux marins littoraux aux environs de la Station Biologique de Roscoff.

Le caractère véritable du cinétome des espèces du genre *Dysteria* Huxley, et le cycle complet de leur stomatogénèse ont été ainsi révélés pour la première fois (G. DEROUX, 1965). Ce premier résultat a servi de point de départ au travail qui est présenté ici.

1° - Ces espèces qui semblaient aberrantes par rapport aux autres types de Ciliés à appareils péricytopharyngiens complexes et à ciliature purement ventrale et entièrement thigmotactique, retrouvaient là une place systématique logique; l'unité morphologique et morphogénétique d'un important taxon de la sous-classe des HYPOSTOMATA pouvait être envisagée à partir de là.

L'établissement et la présentation exhaustive d'un ordre des CYRTO-PHORIDA est l'objet principal de ce travail. Son unité et sa diversité reposent sur la connaissance détaillée de l'anatomie cytologique corticale et des homologues dans la dynamique de la morphogénèse de toutes ses espèces. Cette connaissance détaillée ressort de l'emploi des imprégnations au protéinate d'argent sur des lames à préparations immergées selon un programme géographique et chronologique régulièrement suivi pendant 6 ans (1966-1972).



2° - Cette étude de la morphologie cytologique et de la morphogénèse des organismes récoltés en place, avec une portion significative des bio-coenoses caractéristiques de leurs milieux, a permis de reconnaître et de définir une catégorie bionomique particulière dont l'ordre des CYRTOPHORIDA est particulièrement représentatif : le "microbiotecton".

Le microbiotecton est la portion dimensionnelle du Biotecton (B. DUS-SART, 1966) qui rassemble les espèces du microbenthos (1 μ m à 2 mm) sensibles aux modifications interphasiques des conditions physico-chimiques et mécaniques de la vie aquatique aux interfaces, sans être astreintes à la vie microporale (E. FAURE-FREMIET, 1950) à l'intérieur des interstices mésopsamiques. Ces espèces vivant sur des surfaces solides ouvertes sont fixées ou bien mobiles, mais alors, thigmotactiques ou adhérentes.

La méthode de coloration-fixation dans un enrobage gélosé à la nigrosine et au Formol (G. DEROUX et C. FAIDY, 1966) fournit un complément faunistique et écologique général aux renseignements cytologiques recueillis grâce au protéinate d'argent. Les couches gélifiables, en enrobant la totalité du microbiotecton en un point donné, offrent, au surplus, la possibilité du transfert de ce milieu, sans graves déformations, depuis des surfaces difficiles à examiner jusque sur des lames à préparation d'usage courant.

Le traitement des lames systématiquement immergées complété par des recherches analogues en eau douce et en milieu marin bathyal (Golfe de Gascogne - N.O. "Thalassa", 1970, 1971, 1972, 1973) démontre que l'ordre des CYRTOPHORIDA est entièrement lié à la vie dans le microbiotecton, qu'il est diversifié en modèles anatomiques adaptés à tous les types structuraux qu'on peut y rencontrer et que les rares espèces capables d'échapper mécaniquement à la vie au contact direct des interfaces aquatiques restent malgré tout dépendantes du microbiotecton par des liens éthologiques étroits.

✱

✱ ✱

LA CONSTITUTION SYSTEMATIQUE DE L'ORDRE DES CYRTOPHORIDA ET LA MORPHOLOGIE DES ESPECES.

La description ou la redescription de plus de 40 espèces de Cyrtophores a dégagé trois grands types morphologiques de cellules apparentées. Les deux principaux de ces types étaient connus jusqu'alors sous les noms de

familles des Chlamydodontidae, Claus, 1874 et des Dysteriidae, Clap. & Lach. 1858. Ils avaient été mêlés aux Nassulidae et à d'autres ciliés, hypostomiens ou non, dans un sous-ordre des CYRTOPHORINA (E. FAURE-FREMIET, in J.O. CORLISS, 1956) aux limites très mal définies. Le troisième se trouvait confondu dans l'ancien ordre des Thigmotriches avec des espèces qui constituent actuellement un ordre des Rhynchodes; il se réduisait à la famille des Hypocomidae, Chatton & Lwoff, 1939 jusqu'à la description de *Crateristoma kindi* par A. JANKOWSKI (1967).

L'actuelle révision propose de reconnaître à l'intérieur de l'ordre des CYRTOPHORIDA, 3 sous-ordres bien individualisés :

- les CHLAMYDODONTINA correspondant à l'ancienne famille des Chlamydodontidae au sens large;
- les DYSTERIINA correspondant grossièrement à l'ancienne famille des Dysteriidae;
- les HYPOCOMATINA qui rassemblent les familles des Crateristomatidae, A. Jankowski, 1968 et des Hypocomidae, Chatton & Lwoff, 1939.

Dans le cadre d'un super-ordre des PHYLLOPHARYNGIDEA (DE PUYTORAC et al. 1974) les CYRTOPHORIDA représentent l'ensemble des espèces libres, commensales ou parasites, mais mobiles dans tous les états de leur cycles biologiques, opposées à l'ordre des CHONOTRICHIDA qui rassemble les espèces fixées au stade de tropho-tomonte. Ces deux ordres, très étroitement apparentés, sont caractérisés par quelques dispositions anatomiques particulières. Le nom du super ordre fait allusion à l'enveloppe cylindrique en manchon autour du phagoplasme et qui prend naissance aux lèvres du cytostome : c'est le "tube pharyngien" constitué de rideaux de microtubules imbriqués. La caractéristique qui est reconnue, ici, comme la plus significative pour distinguer ces espèces des autres types de Ciliés, est la délimitation précise qui inhibe l'extension du cinétome sur la droite et sur la gauche, à une certaine distance de part et d'autre d'un méridien correspondant à l'origine morphogénétique de la bouche, le méridien stomatogène. De plus, CYRTOPHORIDA et CHONOTRICHIDA sont les seuls ordres de Ciliés chez qui on rencontre des macronoyaux hétéromères.

Chacun des trois sous-ordres des CYRTOPHORIDA est représentatif d'une relation éthologique particulière entre les espèces qui le constitue et les structures locales des différents microbiotectons.

- Les CHLAMYDODONTINA râclent leur nourriture sur les parties planes du substrat.

- Les DYSTERIINA sont capables de cueillir leurs proies sur les surfaces plus réduites des filaments d'algues ou à travers le feutrage des organismes dressés végétaux ou animaux.

- Quant aux HYPOCOMATINA, ce sont des prédateurs; les uns chassent des proies mobiles, les autres piquent et sucent des Ciliés fixés ou deviennent franchement parasites de certains métazoaires marins.

L'anatomie des espèces s'accorde singulièrement à chacune de ces adaptations; elle s'inscrit ainsi, sauf quelques exceptions remarquables, à la fois dans la catégorie systématique et dans la catégorie écologique qui lui correspond.

✱

✱ ✱

Les CHLAMYDODONTINA, caractérisés par l'aplatissement dorso ventral de leurs cellules qui ne différencient pas d'organelle sécrétoire à production adhésive, ont été divisés en deux grandes familles.

1 - Les Chilodonellidae, Deroux, 1976, avec les genres *Trithigmostoma*, Jankowski, 1967, *Chilodonella*, Strand, 1926 et *Phascolodon*, Stein, 1859, complétés par le genre *Thigmogaster*, Deroux, 1976 et deux espèces nouvelles

Chilodonella plurivacuolata, Deroux & Dragesco, 1968

et

Thigmogaster pardus, Deroux, 1976

montrent un exemple de l'usage de toute la surface ventrale pour l'adhésivité thigmotactique sur toutes les parois planes avec une tendance fréquente chez toutes les espèces (en dehors des *Phascolodon* qui nagent en pleine eau) à progresser aussi bien sur l'interface eau/air que sur les solides immergés.

L'anatomie infraciliaire étudiée en anatomie comparée à travers les principales espèces de la famille montre un passage de la couverture thigmo-

tactique ventrale homogène (genre *Trithigmostoma*) type "-cucullulus" à une répartition périphérique de la ciliature qui s'organise en longues écharpes latérales autour d'un espace glabre central (genre *Chilodonella*), type "-uncinata" qui confère à toute la face ventrale la fonction d'une sorte de ventouse.

Les diverses formes de l'espèce nouvelle *Thigmogaster pardus* apportent un exemple de formes intermédiaires permettant de mieux comprendre les relations qui unissent le type "-cucullulus" au type "-uncinata".

2 - Les Chlamydodontidae, *pars*, Claus, 1874, se différencient tous ensemble des Chilodonellidae par la densité du cinétome et par la prolongation préorale des cinéties du champ infraciliaire droit qui repoussent la ligne de suture antérieure jusque sous le niveau de l'aire buccale.

Une autre caractéristique de cette famille, diversifiée cependant entre deux modèles cytologiques très différents, est d'exprimer des propriétés anatomiques communes chez certaines espèces de chaque modèle sans départager ces similitudes en fonction du reste des affinités.

La plus importante de ces propriétés anatomiques communes est l'apparition d'une zone privilégiée du thigmatisme ventral sous forme d'une fossette ou d'un évidement du champ ciliaire entouré d'une ciliature spéciale. Cet ensemble constitue un renforcement local de l'adhésivité qui se situe dans la partie postérieure du cinétome ventral dans le champ droit à la limite de la cinétie stomatogène. Cet emplacement est le même pour tous les types de différenciations adhésives à travers tout l'ordre des CYRTOPHORIDA.

Les deux modèles anatomiques forment deux sous-familles :

- Les Chlamydodontinae à ciliature péribuccale conforme à la disposition la plus commune chez des CYRTOPHORIDA.

La description du genre et de l'espèce

Cyrtophoron isagogium, Deroux, 1974

a montré que le type infraciliaire représenté par le genre *Chlamydodon*, Ehrbg, 1837 et surtout connu à cause de la ceinture des anneaux de soutien de la gouttière qui sépare le plateau dorsal de la sole ciliée ventrale, pouvait également exister sans ces anneaux mais avec la fossette adhésive postérieure.

- Les Lynchellinae dont 2 genres nouveaux et 7 espèces nouvelles viennent confirmer la réalité d'un plan infraciliaire, inconnu jusqu'à la description des *Chlamydonella pseudochilodon* et *Ch. galeata* G. Deroux, 1970. La disposition exceptionnelle de la ciliature péribuccale en ligne transversale recoupant la majeure partie du champ ciliaire droit qui isole les genres *Chlamydonella*, Deroux, 1970, *Lynchella*, KAHL, 1933, *Atopochilodon*, Kahl 1933 et *Coeloperix*, Deroux, 1976 trouve sa disposition la plus aberrante dans le genre *Gastronauta*, Engelmann, 1875.

Les dispositifs adhésifs ciliaires ont tantôt la forme d'une raréfaction des cinétosomes sur la partie postérieure du champ droit, chez *Chlamydonella*, *Lynchella* et *Coeloperix*, et tantôt celle de l'écartement latéral des cinéties autour d'une bande médiane dénudée à la façon des *Chilodonella* chez *Atopochilodon* et *Gastronauta* (G. DEROUX et J. DRAGESCO, 1968; G. DEROUX 1970, 1976). Le genre *Coeloperix*, semblable au genre *Lynchella* par son infraciliature est caractérisé par une ceinture d'arceaux de soutien semblable à celle du genre *Chlamydonella*.

×

×

×

Les DYSTERIINA resteraient équivalents à l'ancienne famille des Dysteriidae, caractérisés par la possession d'une glandule intracytoplasmique postérieure, si quelques espèces dépourvues de sécrétion et difficiles à classer quoique très voisines d'espèces à glandules, n'avaient été découvertes dans la zone intercotidale explorée à Roscoff (G. DEROUX, 1976).

- La famille hétérogène des Plesiotrichopidae, Deroux, 1976, est créée pour ranger ces cas particuliers. Ils sont ainsi rassemblés autour du *Plesiotrichopus natans*, E. Fauré-Fremiet, 1965. C'est une espèce qui combine, elle-même, des caractères de Chilodonellidae et la possession d'un appareil glandulaire très important.

Pithites vorax, Deroux & Dragesco, 1968

possède une glandule, une filière, et sa sécrétion se concrétise en un fil d'attache temporaire solide, mais

Atelepithites misellum, Deroux, 1976

étudiée depuis, très proche par le plan de l'infraciliature, n'en a pas.

Enfin, la nouvelle espèce,

Trochochilodon flavum, Deroux, 1976,

très proche des "*Chilodonella*" *rigida* de A. KAHL (1933) et de F. WENZEL (1961), a nécessité le changement du nom de genre, l'erreur venant du fait que ces espèces, trochiliennes par tout le reste de leur anatomie, ne développent aucun système glandulaire visible.

- Tous les autres DYSTERIINA s'inscrivent au contraire dans une évolution morphologique suivie et homogène dont la progression est mise en lumière surtout à partir des trois dispositions anatomiques les plus visibles :

1° - Les appareils péricytopharyngiens

Cylindriques et à nombreux éléments isomorphes (némadesmes + dents coronales) chez des espèces encore proches des CYRTOPHORIDA à larges surfaces ciliaires, ils passent à des nasses symétriques en réduisant progressivement le nombre des unités articulées jusqu'à 10 ou 12 pièces. Puis l'intervention d'une métamorphose morphogénétique fait passer brutalement ces nombres à 8 ou 6 puis finalement de 10 ébauches aux appareils pairs des *Dysteria* et des *Trochilia*.

2° - Les délimitations corticales.

Le cortex dorsal, reconnaissable à son ornementation, ne déborde que très légèrement chez ces mêmes espèces à ciliature abondante. Il envahit progressivement la face ventrale proportionnellement à la réduction des aires ciliées. Ce cortex, différent de celui qui supporte l'infraciliature est appelé, ici, cortex tectal. La progression du cortex tectal détermine tout d'abord la torsion trochilienne. Puis le dépassement du méridien stomogène par l'invasion tectale provoque la plicature dystérienne donnant aux *Dysteria* l'apparence bivalve.

3° - Le plan infraciliaire.

Les modes variés de réduction de la ciliature ventrale, soit par la suppression d'un certain nombre de cinéties, soit par le rétrécissement des aires corticales susceptibles de porter l'infraciliature, convergent tous au point minimum des réductions possibles, vers un plan ciliaire commun caractéristique (G. DEROUX, 1976).

- Chez les Hartmannulidae, Poche, 1913, toutes les espèces ont un champ infraciliaire droit et un champ infraciliaire gauche plus ou moins réduits, plus ou moins inégaux et dissymétriques, mais le champ gauche

occupe toujours une aire homogène et continue. Elles sont réparties, ici, entre trois grands types morphologiques.

- La sous famille des Aegyrianinae a été créée pour rendre compte d'une singularité de l'organisation adhésive postérieure coïncidant avec une éthologie particulière. Une disposition infraciliaire du même type que la zone spécialisée du cinétome des Lynchellinae s'ajoute à la présence de l'écoulement glandulaire à travers un podite, chez

Aegyriana oliva (Clap. & Lach., 1858), Deroux, 1974

Aegyriana minuta, Deroux, 1974,

ou à travers une simple filière dans le genre *Trichopodiella*. Les formes nageuses et prédatrices de ce dernier genre se trouvent diversifiées par les nouvelles espèces :

Trichopodiella elongata, Deroux, 1976

et *Trichopodiella pulex*, Deroux, 1976

- La sous famille des Hartmannulinae est comprise comme un carrefour entre les diversifications reconnaissables chez les DYSTERIINA dont les parties ciliées restent importantes en surface et en fonctionnement thigmotactique pariétal.

Autour du type central représenté par le genre *Hartmannula*, un genre nouveau avec une espèce rétablie à sa place logique

Orthotrochilia agamalievi, Deroux; 1976

et une espèce nouvelle,

Orthotrochilia pilula, Deroux, 1976

représentent une étape morphologique encore proche de celle des Aegyrianinae, avec une éthologie nageuse et prédatrice très semblable à celle des *Trichopodiella*. A l'opposé, l'espèce nouvelle,

Chlamydonyx pancidentatus, Deroux, 1976

annonce le passage aux espèces nettement trochiliennes dont elle subit la métamorphose réductionnelle sur le nombre des éléments de la nasse.

- La sous famille des Trochilioïdinae, où la métamorphose réductionnelle est la règle; elle supprime généralement les quatre ébauches antérieures d'une nasse qui passe ainsi de 10 à 6 éléments, couramment fins et acérés vers la partie antérieure.

La torsion trochilienne est importante dans le genre *Trochilioïdes*

qui est entièrement redécrit avec une espèce nouvelle,

Trochilioïdes tenuis, Deroux, 1976.

Une autre espèce nouvelle, dans un genre nouveau,

/ *Microxysma acutum*, Deroux, 1976

pousse cette torsion et l'invasion tectale jusqu'à une apparence quasi-dystérienne.

- Les Dysteriidae, Clap. & Lach., 1858 sont, ici, redéfinis à partir de l'anatomie corticale infraciliaire. Cette famille rassemblera les espèces où le champ infraciliaire gauche est scindé entre sa portion équatoriale morphogène et une aire antérieure péribuccale. L'évolution réductionnelle de l'appareil péricytopharyngien suit deux voies parallèles à travers les formes ainsi reconnues et l'invasion tectale se présente elle-même sous des formes qui confirment l'existence de deux grands groupes d'espèces.

- Dans la sous famille des Trochiliinae, visiblement proche de celle des Trochilioïdinae, la torsion reste au stade trochilien et la métamorphose fait de la nasse, ébauchée à 10 éléments, une puissante paire de pinces dont les deux dents opposées sont fines et pointues.

L'espèce *Trochilia (Trochilioïdes) filans* (Fauré-Fremiet et Guilcher, 1947) redevient l'un des types les plus démonstratifs du genre *Trochilia*, Dujardin, 1841.

Un genre et une espèce nouvelle s'y ajoutent :

Schedotrochilia disjoncta, Deroux, 1976.

- La sous famille des Dysteriinae subit les mêmes types de transformations, mais sous une forme qui rattache plutôt ces espèces à la sous famille des Hartmannulinae.

En dehors du genre bien connu *Dysteria*, Huxley, 1857, dont la description corticale complète (G. DEROUX, 1965) a permis l'ébauche de ce travail, une espèce intermédiaire, dont nous avons fait un genre nouveau,

Hartmannulopsis dysteriana, Deroux & Dragesco, 1968,

a permis de rattacher définitivement le type apparemment aberrant des Dysteriinae au plan cortical qui fait l'unité de tous les CYRTOPHORIDA.

Hartmannulopsis dysteriana, premier exemple connu de la métamorphose réductionnelle des nasses, et malgré la scission de son champ infraciliaire gauche en 2 plages séparées, conserve un *habitus* d'*Hartmannula* et une abondante ciliature thigmotactique.

Le genre nouveau et l'espèce nouvelle,

Agnathodysteria littoralis, Deroux, 1976

sont encore un exemple de Dysteriinae à nasse à six éléments comme les *Hartmannulopsis*, mais leur *habitus* se rapproche plus de celui des véritables *Dysteria*. Quant à l'espèce nouvelle,

Mirodysteria decora, Deroux, 1976

elle amplifie le processus de déformation dystérienne en intégrant la portion de cortex tectal ventralisé dans le plan du résidu ciliaire droit.

✕

✕ ✕

Les HYPOCOMATINA sont réintégrés dans l'ordre des CYRTOPHORIDA, malgré leur macronoyau homomère et très allongé, pour de multiples raisons structurales comme la possession d'une cinétie droite externe (c.d.e.) dont le segment le plus visible est précisément la "vestigiale antérieure" qui était un des prétextes à leur assimilation aux "Thigmatriches".

La redescription détaillée de l'espèce *Hypocoma acinetarum* Collin, 1907, montre également l'homologie de la fossette adhésive thigmatotactique postérieure avec les différenciations équivalentes chez les Lynchellinae et chez les *Trichopodiella*.

Une espèce nouvelle vient confirmer cet ensemble de constatations,

Hypocoma rostellum, Deroux, 1976

✕

✕ ✕

LA DYNAMIQUE DES PROCESSUS DE LA STOMATOGENESE ET L'UNITE DE L'ORDRE DES CYRTOPHORIDA.

S. RADZIKOWSKI (1965) éclaircissait définitivement la suite des mouvements morphogénétiques chez *Trithigmostoma (Chilodonella) cucullulus* au moment même où ceux du genre *Dysteria* étaient découverts (G. DEROUX, 1965).

C'est à partir de la généralisation à toutes les espèces de l'ordre des principes directeurs de ces deux stomatogénèses parallèles que l'ordre des CYRTOPHORIDA a pu être confirmé et valablement confronté aux autres types morphologiques à la fois dans la sous classe des HYPOSTOMATA et en face des Ciliés de la classe des OLIGOHYMENOPHORA.

- L'emplacement des niveaux de rupture des cinéties sur le territoire morphogénétique de l'opisthe.

Les ébauches de la ciliature buccale se différencient à quelques distances de la rupture percinétique de séparation entre le proter et l'opisthe. Cela peut signifier qu'elles sont homologues des ébauches hypostomiennes de la frange des Nassulidea, car s'il n'y en a que 3 vers la gauche à partir de la cinétie stomatogène chez de nombreuses espèces de toutes les familles, il peut y en avoir 5 ou 6 chez les Lynchellinae et chez des Plesiotrichopidae tels que

Pithites vorax, Deroux & Dragesco, 1968

ou *Atelepithites misellum*, Deroux, 1976

- La reproduction de la cinétie droite externe (c.d.e.)

La c.d.e. est considérée, ici, comme un signe distinctif universel permettant la reconnaissance d'une espèce de CYRTOPHORIDA à travers les déformations les plus aberrantes. On reconnaît la c.d.e., quelle que soit sa place et sa forme chez les individus achevés, à ce qu'elle se reforme toujours en position équatoriale sur la droite et à l'extérieur du reste du cinétome, au moment de la morphogénèse de bipartition. Sa migration vers le côté gauche chez les espèces du genre *Hypocoma*, reconnue à la fois chez *Hypocoma acinetarum*, Collin, 1907, chez *Hypocoma parasitica*, Grüber, 1884, et chez

Hypocoma rostellum, Deroux, 1976

est l'un des arguments qui a permis le retour de la famille des Hypocomidae dans l'ordre des CYRTOPHORIDA.

- Le mouvement giratoire stomatogène

La formation de l'ébauche buccale, empruntant ses premiers cinétosomes au niveau d'une rupture de la cinétie stomatogène amorce autour d'elle une sorte de vortex cortical, décrit par S. RADZIKOWSKI (1965), par G. DEROUX (1965) puis à nouveau par G. DEROUX et J. DRAGESCO (1968) sur *Hartmannulopsis dysteriana*.

Seuls les CHLAMYDODONTINA et les DYSTERIINA exposent clairement l'enchaînement des phénomènes qui en découlent. Mais les conséquences des migrations de cinétosomes, entraînées par le mouvement giratoire cortical, sont fondamentales dans l'explication des diverses formes revêtues dans l'ensemble des espèces de ces deux sous-ordres.

- La mise en place de la ciliature péribuccale et le retard du segment préoral.

Le schéma de RADZIKOWSKI a pu être étendu à toutes les espèces étudiées dont la ciliature péribuccale se compose classiquement de 2 circumorales et d'une préorale.

Dans tous ces cas, l'inversion de l'enracinement des périorales s'explique par le retournement qu'elles subissent en faisant le tour de la bouche et la place antérieure de la préorale est la conséquence du retard que prend l'ébauche au cours de la rotation.

La structure aberrante des Lynchellinae, *Chlamydonella*, *Atopochilodon*, *Lynchella* et *Coeloperix* et celle des Plesiotrichopidae, *Pithites* et *Atelepithites* est une simple conséquence d'un changement dans les vitesses relatives et la chronologie des mouvements migratoires corticaux, l'ensemble de ces stomatogénèses ayant été suivi stade par stade sur des individus nombreux d'au moins une espèce de chacun de ces genres.

- Le "segment promoteur" et les conséquences de ses déplacements

Le "segment promoteur" est le segment de la cinétie stomatogène, situé entre les secteurs à l'origine de la bouche et de l'ébauche préorale et le sillon de rupture percinétique.

Il est entraîné par le bord droit du vortex stomatogène, c'est-à-dire qu'il s'écarte vers la droite et descend tangentiellement dans un mouvement exactement opposé à la montée des segments postérieurs.

Il se retrouve inséré dans le secteur cortical compris entre le bas de la cinétie stomatogène du tomonte et le champ droit. Il s'y développe de telle manière qu'il devient la cinétie stomatogène de l'opisthe.

1° - La dernière cinétie gauche est souvent trop courte pour être atteinte par la bipartition percinétique. Dans ce cas, le segment promoteur rétabli simplement le nombre spécifique des cinéties du champ gauche. Ce remplacement progressif de gauche à droite est qualifié ici de "précession des cinéties gauches". Chez les espèces où la réduction du cinétome devient

très importante, la reconstitution du champ gauche à chaque génération se développe, à partir du segment promoteur, mais elle s'applique souvent à plusieurs cinéties :

Orthotrochilia pilula, Deroux, 1976

Schedotrochilia disjoncta, Deroux, 1976, etc...

Dans le cas extrême des espèces du genre *Trochilia*, le segment promoteur reste en position équatoriale sous la forme d'un "primordium" cinétosomien indistinct et ce "primordium" se réorganise au moment de la morphogénèse pour reconstituer les deux aires du champ gauche.

2° - La morphogénèse détaillée des espèces à zone glabre médio-ventrale, *Gastronauta membranaceus*, toutes les *Chilodonella*, celle des espèces à écartement postérieur sensible entre le champ droit et le champ gauche,

Thigmogaster pardus, Deroux, 1976

Atopochilodon distichum, Deroux, 1976

et aussi celle des espèces où une disjonction entre les cinéties droites et gauches est repérable, soit par leur taille, soit par l'angle qu'elles font entre elles, comme dans le genre *Trochilioïdes*, montre, dans tous ces cas, l'importance de la vitesse de la descente du segment promoteur par rapport à sa croissance et l'importance de la direction de son mouvement dans l'origine de ces dispositions.

3° - Enfin, une comparaison est faite entre le rôle morphogène de ce segment responsable du renouvellement permanent de toutes les structures infraciliaires gauches, avec celui des parorales d'OLIGOHYMENOPHORA devenue les "primordiums" permanents des ciliatures spécialisées au service de la bouche.

✕

✕

✕

